

УДК 576.895.422 + 591.48

**СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ
СЕНСОРНОЙ СИСТЕМЫ ГАМАЗОВЫХ КЛЕЩЕЙ
RHINONYSSUS RHINOLETHRUM, RH. SUBRHINOLETHRUM
И PTILONYSSUS MOTACILLAE
(MESOSTIGMATA: GAMASINA: RHINONYSSIDAE),
ПАРАЗИТОВ НОСОВОЙ ПОЛОСТИ ПТИЦ**

© С. А. Леонович, М. К. Станюкович

В растровом электронном микроскопе исследованы тарзальный рецепторный комплекс, пальпальный орган и сенсиллы хетомы тела у трех видов гамазовых клещей, паразитов носовой полости птиц: *Rhinonyssus rhinolethrum*, паразита белолобого гуся (*Anser albifrons*), *Rh. subrhinolethrum*, паразита чирка-свистунка (*Anas crecca*), и *Ptilonyssus motacillae*, обитателя носовой полости белой трясогузки (*Motacilla alba*). Показано, что степень редукции обонятельных сенсилл тарзального рецепторного комплекса отражает адаптацию гамазовых клещей к полостному паразитизму, в то время как топография сенсилл является одновременно видо- и родоспецифичной и должна быть использована в систематике Rhinonyssidae. Количество и степень развития двух основных типов сенсилл, формирующих пальпальный рецепторный орган, определяется особенностями отыскания места для кровососания и позволяет косвенно судить о степени адаптации к обитанию в различных экологических средах (полость тела, поверхность тела, гнездо).

Гамазовые клещи (когорты Gamasina) представляют большой интерес для сравнительной паразитологии. В этой группе клещей можно обнаружить как хищников, фитофагов, сапрофагов, так и факультативных и облигатных кровососов. Гамазины — единственная группа паразитиформных клещей, в которой встречается полостной паразитизм. С экологической точки зрения полостной паразит — это организм, обитающий в естественной полости организма хозяина, в которой микроэкологические условия остаются стабильными (и специфическими) по крайней мере в период времени, сравнимый с продолжительностью жизни паразита. Для паразита полость в теле хозяина — это внешний мир, в котором он выбирает место для питания и находит полового партнера.

Сенсорная система (совокупность органов чувств) служит единственной системой организма, в которой происходит преобразование стимулов внешней среды в код нервных импульсов, доступный центральной нервной системе. В последнее время убедительно доказано, что значение тех или иных преобразований сенсорной системы имеет большое значение не только при возникновении кровососания и паразитизма, но и при становлении постоянного эктопаразитизма и полостного паразитизма у клещей (Леонович, 1998).

Сенсорная система гамазовых клещей включает два основных органа чувств — пальпальный рецепторный орган и тарзальный рецепторный комплекс, а также хетомы тела и придатков, представленный главным образом различного рода механорецепторными сенсиллами (Леонович, Троицкий, 1981; Леонович, 1984, 1985, 1989, 1998). В цикле перечисленных работ морфология основных органов чувств была изучена у более чем 50 видов клещей, относящихся к 17 семействам когорты Gamasina. Одна-

ко это не затрагивает представителей сем. *Rhinonyssidae*, объединяющего паразитических клещей, обитающих в носовой полости, трахеях и легких птиц. В литературе имеются лишь отрывочные сведения по топографии сенсилл тарзального комплекса у двух видов рода *Mesonyssus* (*M. columbae* и *M. melloi*) (Moritsch e. a., 1979). Никаких данных по видам родов *Rhinonyssus* и *Ptilonyssus* в литературе не имеется.

Очевидно, что сравнительное исследование сенсорной системы полостных паразитов весьма интересно и важно, так как позволяет проследить процессы адаптации клещей к эндопаразитизму, а возможно, прояснить неясные моменты их экологии. Предлагаемая работа посвящена сравнительно-морфологическому исследованию сенсорных систем в растровом электронном микроскопе трех видов сем. *Rhinonyssidae*: *Rhinonyssus rhinolethrum* Trouessart, 1895, *Rh. subrhinolethrum* Butenko, 1971 и *Ptilonyssus motacillae* Fain, 1956.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе использовали клещей *Rhinonyssus rhinolethrum*, добытых из носовой полости белолобого гуся *Anser albifrons* (сем. *Anatidae*, отряд *Anseriformes*), и *Rh. subrhinolethrum*, добытых из носовой полости чирка-свистунка *Anas crecca* (сем. *Anatidae*, отряд *Anseriformes*) в Окском государственном биосферном заповеднике (Рязанская обл., сборы О. М. Бутенко), а также материал, собранный в южных районах Ленинградской обл. (участки носовой выстилки птиц). Клещи *Ptilonyssus motacillae* были добыты из носовой полости белой трясогузки *Motacilla alba* (сем. *Alaudidae*, отряд *Passeriformes*) (Биологическая станция «Рыбачий» ЗИН РАН).

Часть материала с момента сбора и до исследования (это касается участков эпителия носовой полости птиц с прикрепленными клещами) хранилась в 70 %-ном этаноле. Часть препаратов (в основном из коллекции ЗИНа РАН) представляла собой клещей, заключенных в жидкость Фора—Берлеза на предметных стеклах. Следует отметить, что органы чувств ринониссид — очень неблагоприятный с методической точки зрения объект исследования (чем в определенной степени объясняется отсутствие работ) из-за тонкой кутикулы и мелких размеров сенсилл (не говоря уже о трудностях, связанных с получением материала). Использование разных методов подготовки препаратов в качестве наиболее оптимального выявило следующий: клещей, после удаления жидкости Фора—Берлеза и размачивания (Леонович, 1984), обезжизняли в серии спиртов, переводили в ацетон и высушивали методом критической точки на установке НСР-2 (Хитаки, Япония) с использованием жидкой углекислоты в качестве рабочего агента. Высушенных клещей помещали на двусторонне-липкую ленту на столики-подложки, напыляли платиной в вакуумном напылителе Eiko-5 (Япония) и фотографировали в РЭМ Hitachi-S570 при ускоряющем напряжении 20 киловольт.

Всего был изучен 21 экз. *Rh. rhinolethrum* (12 самок, 1 самец, 8 дейтонимф), 12 экз. *Rh. subrhinolethrum* (10 самок, 1 самец, 1 дейтонимфа) и 4 экз. *P. motacillae* (2 самки, 1 самец, 1 дейтонимфа). К сожалению, сохранность большинства экземпляров клещей (особенно из старых коллекционных материалов) была совершенно неудовлетворительной, однако разработанный ранее автором метод суперимпозиции изображений (Леонович, Belozegov, 1992) позволил достаточно надежно определить локализацию сенсилл в сложных рецепторных органах.

Результаты работы проиллюстрированы электронограммами (рис. 1, 2; см. вкл.) и схемами расположения сенсилл в основных рецепторных органах (рис. 3, 4).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В большинстве случаев, исследуя полостных паразитов, мы имеем дело с клещами, изолированными от хозяина и в той или иной мере подготовленными к определению. Реальное положение полостных паразитов (клещей) в полости тела хозяина представ-

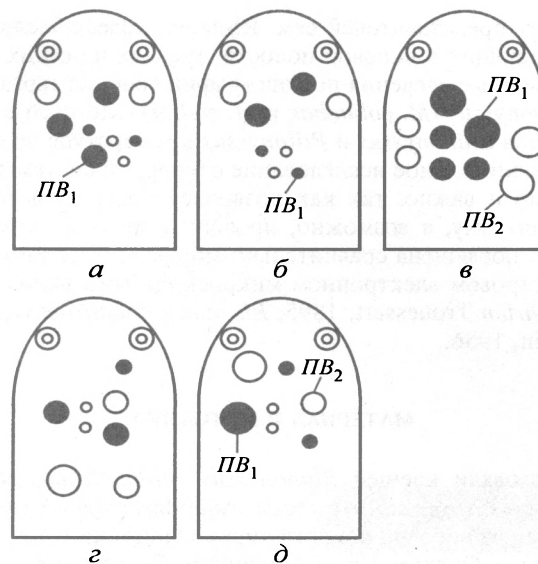


Рис. 3. Топография сенсилл тарзального рецепторного комплекса по данным РЭМ.
а — *Rhinyssus rhinoletum*; б — *Rh. subrhinoletum*; в — *Ptilonyssus motacillae*; г — *Mesonyssus columbae*;
д — *M. melloi* (две последние схемы выполнены по фотографиям из работы (Moritsch e. a., 1979).

Fig. 3. Topography of sensilla of the tarsal receptor complex according to SEM data.

ляет особый интерес. Данному вопросу мы предполагаем посвятить особую статью, используя накопленный материал по местам постоянного расположения и прикрепления внутриполостных паразитических клещей в легких и носовой полости теплокровных позвоночных. В данном случае авторам хотелось бы обратить внимание на то, что обычное положение паразита носовой полости — это положение прикрепленное, сравнимое с тем, что мы обнаруживаем у временных эктопаразитов с длительным питанием (Балашов, 1998) (рис. 1, а).

Сенсорная система исследованных видов клещей, как и всех Gamasina, включает в себя три основных компонента: тарзальный рецепторный комплекс, пальпальный орган и сенсиллы хитона тела (Леонович, 1987).

Тарзальный рецепторный комплекс сенсилл располагается на дистальной поверхности передних лапок клещей в непосредственной близости от коготков (Леонович, Троицкий, 1981). В отличие от органа Галлера, характерного для иксодовых клещей, тарзальный комплекс не оформлен анатомически в виде изолированного, частично инкапсулированного, отграниченного органа, почему и был назван нами комплексом (Леонович, 1984). У всех гамазовых клещей комплекс представляет собой более или менее компактное скопление сенсилл нескольких типов, включающих дистантные хеморецепторы, терморецепторы и механорецепторы (Леонович, 1985).

Дистантные хеморецепторные (обонятельные) сенсиллы составляют основу комплекса (рис. 1, б, в). Первый тип — тонкостенные однополостные волоски сенсилл, стенки которых пронизаны многочисленными порами (рис. 1, б, в). Как показано на примере *Hirstionyssus criceti*, в полости волоска таких сенсилл ветвятся видоизмененные реснички рецепторных нейронов (Леонович, 1985). У *Rh. rhinoletum* таких сенсилл 5, 2 из них сильно редуцированы (рис. 3, а), у *Rh. subrhinoletum* их 4 (2 также редуцированы) (рис. 3, б). В тарзальном комплексе *P. motacillae* таких сенсилл 5, из них 2 развиты сильнее прочих, а редуцированных нет (рис. 3, в).

Второй тип обонятельных сенсилл тарзального комплекса отличается толстыми стенками и порами, расположенными в упорядоченных бороздках, которые иногда выявляются в РЭМ (рис. 1, в). У *Rh. rhinoletum* и *Rh. subrhinoletum* их 2 (рис. 3, а, б).

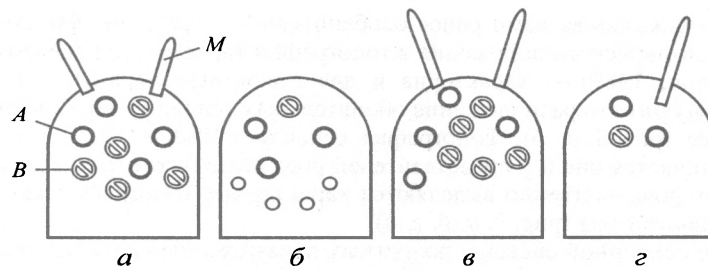


Рис. 4. Топография сенсилл пальпального рецепторного органа по данным РЭМ.

a — *Ptilonyssus motacillae*; *б* — *Rhinonyssus rhinolethrum*; *в* — *Macrocheles glaber*; *г* — *Pneumonyssus* sp. (две последние схемы составлены по материалам работы: Леонович, 1998). А — сенсиллы типа «А», В — сенсиллы типа «В», М — механорецепторные сенсиллы (обозначения согласно работе: Леонович, 1998).

Fig. 4. Topography of sensilla of the palpal receptor complex according to SEM data.

Кроме указанных типов, тарзальный комплекс включает ряд редуцированных сенсилл. На основании исключительно внешних ультраструктурных данных определить их принадлежность к тому или иному типу не представляется возможным (рис. 1, *a—в*; 2, *б, в*).

Пальпальный рецепторный орган располагается на дистальном членике пальп (рис. 2, *г*). У большинства гамазовых клещей в состав органа входят девять хемо-механорецепторных сенсилл двух морфологических типов (Леонович, 1998): 4 однополостные контактные хемо-механорецепторные сенсиллы с верхушечной порой, в полости волоска которых проходят реснички контактных хеморецепторов (тип А по нашей терминологии), и 5 двуполостных, также хемо-механорецепторных сенсилл (тип В) (Леонович, 1998). Кроме них, в базальной части тарзального членика пальп располагаются несколько (у большинства видов 6) контактных механорецепторных сенсилл. Особенностью большинства исследованных видов является также гипертрофированное развитие двух сенсилл М, располагающихся на вентральной стороне тарзального членика вблизи вершины. Сенсиллы всех типов обычно достаточно четко отличаются друг от друга по внешним характеристикам, выявляемым в РЭМ. Трудности начинаются тогда, когда та или иная сенсилла сильно редуцирована, что, в частности, характерно для пальпального органа изученных видов *Rhinonyssus* (рис. 2, *г*). *P. motacillae* обладает пальпальным органом, типичным для гамазовых клещей, как свободноживущих (например, *Macrocheles glaber*, рис. 4, *в*), так и паразитических. Это касается и набора и топографии сенсилл, вплоть до присутствия двух развитых волосков сенсилл М вблизи вершины (рис. 4, *a*, сравнить с рис. 4, *в*). В то же время для *Rh. rhinolethrum* и *Rh. subrhinolethrum* характерна сильная редукция сенсилл всех типов, в частности достаточно выражены 1 сенсилла типа А и 3 сенсиллы типа В; еще 4 сенсиллы сильно редуцированы, что не позволяет уверенно их идентифицировать (рис. 2, *г*; 4, *б*). Подобная редукция, например, была обнаружена ранее у представителя семейства Halarachnidae *Pneumonyssus* sp. (паразита легких макаки-резуса) (рис. 4, *г*) (Леонович, 1998). Интересно, что у обоих видов *Rhinonyssus* волоски вкусовых сенсилл пальп (Леонович, 1998) сильно утолщены (рис. 2, *г*).

Хетом тела у исследованных видов представлен относительно небольшим числом сенсилл, представляющих чисто таксономический интерес с точки зрения их локализации. Хотелось отметить, что метод растровой электронной микроскопии позволяет достаточно четко отличать редуцированные тактильные (механорецепторные) сенсиллы хетомы (рис. 1, *г*; 2, *a*) от ольфакторных сенсилл сложных органов чувств (рис. 1, *б, в*).

Для хетомы тела изученных ринониссид характерна сильная редукция волосков, как правило плотно прижатых к кутикуле покровов. Многие из механорецепторных сенсилл тела и конечностей практически превращены в микрохеты (рис. 1, *г*).

Видно, что показанная нами ранее особенность — отражение филогенетических связей и таксономического положения в топографии тарзального рецепторного комплекса (Леонович, 1989) — характерна и для полостных паразитов. В частности, для рода *Rhinonyssus* это расположение обонятельных сенсилл в тарзальном рецепторном комплексе (рис. 3, а, б). Топография сенсилл у *Ptilonyssus* совершенно иная (рис. 3, в), отличается она и у представителей рода *Mesonyssus* (рис. 3, г, д). Вместе с тем в пределах рода явственно выделяются характерные топографические признаки, выделяющие данный род (рис. 3, а, б, г, д).

В строении сенсорной системы полостных паразитов мы видим явные черты экологической адаптации, выражающиеся в первую очередь в редукции сенсилл хемо- и тарзального рецепторного комплекса. По всей вероятности, значительную, если не основную часть времени, клещи — паразиты носовой полости — проводят практически в прикрепленном виде (рис. 1, а), что делает дистантное определение источника пищи (основная функция тарзального комплекса) не столь важным, как контактная рецепция места для кровососания при помощи комбинированных хемо-механорецепторных сенсилл пальп.

Вызывает удивление большая разница в строении тарзального комплекса, но особенно пальпального органа между изученными видами *Rhinonyssus*, с одной стороны, и *Ptilonyssus motacillae* — с другой. Пальпальный орган последнего вида практически не несет выраженных признаков редукции, связанных с адаптацией к полостному паразитизму. Возникает впечатление, что данный вид не является полостным паразитом или, по крайней мере, способен обитать не только в носовой полости, но во внешней среде. Действительно, в литературе имеются указания на то, что некоторые представители рода *Ptilonyssus* (в частности, *P. nudus* и *P. echinipes*) были обнаружены не только в носовой полости, но и на теле птиц, и даже в их гнездах (Брегетова, 1956). Можно с большой долей уверенности утверждать, что и *P. motacillae* также отличается подобными экологическими особенностями. Отметим, что наличие гипертрофированно развитой сенсиллы М на пальпах полостного легочного паразита *Pneumonyssus* sp. (Леонович, 1998) также косвенно указывает на разный тип обнаружения места для кровососания. По наличию сенсиллы М *Pneumonyssus* sp. напоминает *P. motacillae*, а по степени редукции контактных хеморецепторных сенсилл — *Rhinonyssus* (рис. 4, а, б, г).

Таким образом, степень редукции обонятельных сенсилл тарзального рецепторного комплекса отражает адаптацию гамазовых клещей к полостному паразитизму, в то время как топография сенсилл комплекса является одновременно видоспецифичной и несущей родовые признаки, то есть может (и должна быть) использована в систематике *Rhinonyssidae*. Количество же и степень развития двух основных типов сенсилл, формирующих пальпальный рецепторный орган, отражает, по всей вероятности, не только особенности отыскания места для кровососания, но позволяет косвенно судить о степени адаптации к обитанию в различных экологических средах (полость тела, поверхность тела, гнездо). Хочется также отметить, что особенности строения тарзального комплекса и пальпального органа, до настоящего времени практически никак не используемые в систематике *Rhinonyssidae* (и вообще гамазовых клещей), представляют собой хороший таксономический признак, имеющий важное филогенетическое значение.

Список литературы

- Балашов Ю. С. Иксодовые клещи — паразиты и переносчики инфекций. СПб.: Наука, 1998. 287 с.
- Брегетова Н. Г. Гамазовые клещи (Gamasoidea) // Определители по фауне СССР, изд. ЗИН АН СССР. Т. 61. 1956. 247 с.
- Леонович С. А. Тарзальные рецепторные комплексы гамазовых клещей семейства Haemogamasidae // Паразитология. 1984. Т. 18, вып. 6. С. 451—458.
- Леонович С. А. Ультраструктурное исследование тарзального рецепторного комплекса гамазового клеща *Hirstionyssus criceti* (*Hirstionyssidae*) // Паразитология. 1985. Т. 19, вып. 6. С. 456—463.

- Леонович С. А. Поисковые рецепторы кровососущих клещей отряда Parasitiformes // Паразитол. сб. 1987. Т. 34. С. 83—96.
- Леонович С. А. Тарзальный рецепторный комплекс и систематика гамазовых клещей (Parasitiformes, Mesostigmata, Gamasina) // Паразитология. 1989. Т. 23, вып. 6. С. 469—479.
- Леонович С. А. Пальпальный рецепторный орган гамазовых клещей // Паразитология. 1998. Т. 32, вып. 3. С. 258—263.
- Леонович С. А., Троицкий В. А. Рецепторные органы на передних конечностях у гамазовых клещей (Acarina, Gamasina) // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 106: Морфологические особенности клещей и паукообразных. Л., 1981. С. 34—46.
- Leonovich S. A., Belozero V. N. Regeneration of Haller's sensory organ in the tick *Ixodes ricinus* L. // Exp. Appl. Acarol. 1992. Vol. 15. P. 59—79.
- Moritsch C., Sixl-Voigt B., Sixl W., Fain A. Das Sinnesfeld am Tarsus I bei nasalen Milben am Beispiel von *Mesonyssus columbae* und vergleichend *Mesonyssus melloi* // Proc. 4th Int. Congr. Acarol., Saalfelden, 1974. 1979. P. 717—723.

ЗИН РАН, Санкт-Петербург, 199034

Поступила 15.02.2002

COMPARATIVE STUDY OF THE SENSORY SYSTEM
IN GAMASID MITES *PHINONYSSUS RHINOLETHRUM*, *RH. SUBRHINOLETHRUM*
AND *PTILONYSSUS MOTACILLAE* (MESOSTIGMATA: GAMASINA: RHINONYSSIDAE),
PARASITES IN NASAL CAVITY OF BIRDS

S. A. Leonovich, M. K. Stanyukovich

Key words: Gamasina, Rhinonyssidae, sensory organs, morphology, scanning electron microscopy.

SUMMARY

Sensillae of the tarsal receptor complex, palpal organ, and body chaetom were examined by means of scanning electron microscopy in three endoparasitic gamasid mites: *Rhinonyssus rhinolethrum*, *Rh. subrhinolethrum* and *Ptilonyssus motacillae*, the parasites of *Anser albifrons*, *Anas crecca*, and *Motacilla alba*, respectively. In the tarsal sensory complex, the scale of reduction of the olfactory sensilla reflects the adaptation of gamasid mites to cavernous parasitism. The topography of this sensilla is specific at generic and species taxonomic levels. In the palpal sensory organ, the number and scale of reduction of two main sensilla types depend on peculiarities of places of blood-sucking.

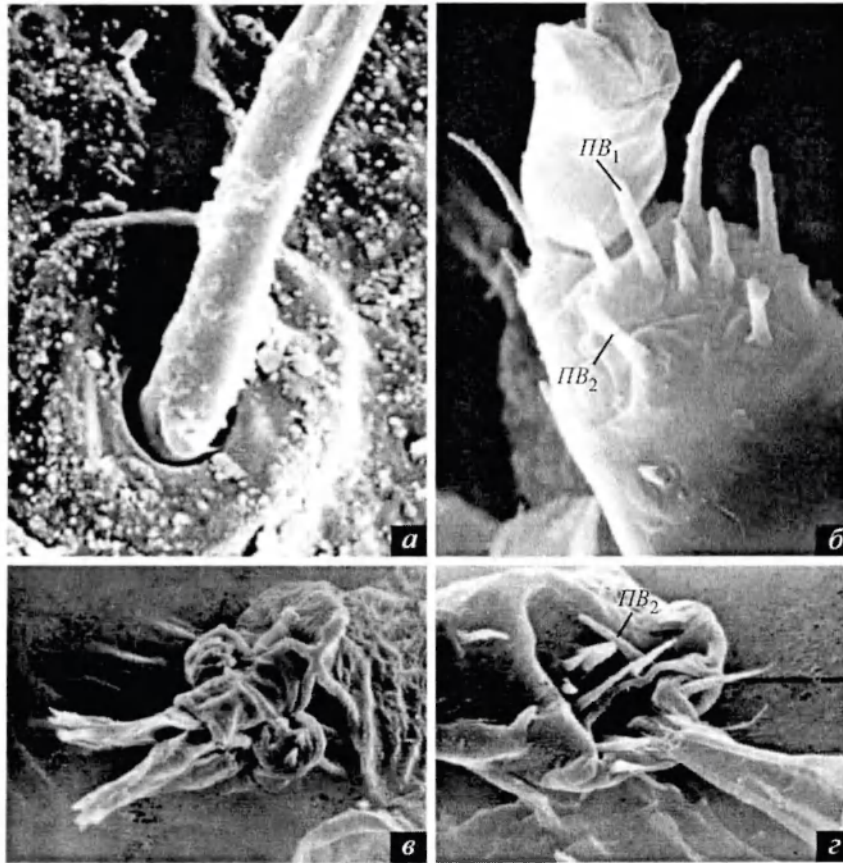


Рис. 1 (а—г). Сенсорная система гамазовых клещей, полостных паразитов птиц.
 а — клещ *Rhinonyssus* sp. (выделен рамкой) в обонятельной выстилке носовой полости *A. crecca*. Ув. 200;
 б — *Rh. rhinolethrum*, участок тарзального рецепторного комплекса (ТРК). Ув. 8000; в — *Rh. subrhino-*
lethrum, участок ТРК. Ув. 6000; г — тактильная сенсилла хелома *Rh. rhinolethrum*. Ув. 8000. П — пора;
 ПВ₁ — пористый обонятельный волосок 1-го типа; ПВ₂ — пористый обонятельный волосок 2-го типа.

Fig. 1. Sensory system of gamasid mites, cavernous parasites of birds.



Рис. 2 (а—г). Сенсорная система гамазовых клещей, полостных паразитов птиц.
 а — тактильная механорецепторная сенсилла (хетом тела) *Rhinonyssus subrhinoletum*. Ув. 8000; б — ТРК *Rh. rhinoletum*. Ув. 2700; в — ТРК *Rh. subrhinoletum*. Ув. 2100; г — ротовой аппарат и пальпы *Rh. subrhinoletum*. Ув. 1000.

Fig. 2. Sensory system of gamasid mites, cavernous parasites of birds.